



Utilisation des courbes de vulnérabilité pour la sélection de noyers résistants à la sécheresse.

Kajji A.

INRA, CRRA - Meknès. BP. 578, 50 000 Meknès Maroc

*Unité de recherche agronomie et physiologie végétale - 50 000 Meknès -
Maroc.*

Kajjiabdellah03@yahoo.fr

Résumé

Le noyer commun, Juglans regia L., occupe au Maroc une superficie de 7600 ha essentiellement sous forme de populations de semis dans les vallées de montagnes situées entre 1200 et 1700 m d'altitude. La multiplication par semis, seul mode de propagation utilisé par les agriculteurs, a largement contribué à la diversification de cette espèce. Dans le cadre d'une étude du germoplasme local, nous avons cherché un indicateur permettant de caractériser ces populations selon leur capacité à résister à la sécheresse. Ainsi, une sécheresse édaphique crée dans les vaisseaux et trachéides, des phénomènes de cavitation, puis conduit à l'embolie et à la perte de la conductivité du xylème. Les courbes de vulnérabilité (CV) représentent le pourcentage de Perte de Conductivité Hydraulique (%PCH) en fonction du potentiel hydrique minimum subi par la plante, et caractérise cet effet de l'embolie sur la conductivité hydraulique. C'est pourquoi la vulnérabilité à l'embolie a été étudiée sur des rameaux excisés de noyers issus des prospections effectuées. Un classement des noyers selon leur vulnérabilité à l'embolie a été établi. Les noyers provenant des régions les plus sèches se sont révélés moins vulnérables que les noyers prospectés sous des micro-climats plus humides, ce qui permet de dire que l'établissement de courbes de vulnérabilité est un indicateur pouvant être utilisé dans le programme de sélection vis à vis de la sécheresse ou encore de mieux comprendre les mécanismes mis en jeu par les plantes pérennes en matière de gestion efficiente de l'eau.

Mots clés : Juglans, noyer, sécheresse, cavitation, embolie, conductivité hydraulique.

ملخص

تحتل أشجار الجوز في المغرب مساحة تبلغ حوالي 7600 هكتار. وتتركز بالأساس في المناطق الجبلية التي يتراوح علوها ما بين 1200 و 1700 م وتتميز أصنافه بالتنوع الناتج عن طريقة تكاثره عبر البذرة. وفي هذا الإطار قمنا بدراسة مجموعة من أصنافه قصد البحث عن مؤشر يتيح لنا تشخيصها حسب قدرتها على تحمل الجفاف الذي يعتبر عائقا كبيرا لنمو الجوز حيث يؤدي إلى تكوين بويقات هوائية وبالتالي انسداد وإيقاف تدفق السائل الغذائي. ومن المعلوم أن منحنيات الجروحة تمثل نسبة ضياع الموصلية المائية حسب الجهد الأدنى المائي الذي يتحملة النبات ويميز أثر السدة عليه. لذلك اهتمت دراستنا بمدى تأثير البويقات الهوائية على نمو أغصان الجوز مستهدفين في آخر المطاف الحصول عليه. منحنيات الجروحة. ولقد أبانت هذه الدراسة عليه أن الأصناف المزروعة في المناطق الجافة أقل حساسية مقارنة مع مثيلاتها المتمركزة بالمناطق الأكثر رطوبة كما أظهرت نتائج هذا البحث مدى أهمية منحنيات الجروحة بوصفها مؤشر لندرة الماء ويمكن أن يستعمل كعنصر معبر في عملي اختيار الأصناف القادرة على تحمل نقص الماء

الكلمات المفتاحية : الجوز، Juglans، الجفاف، بويقات هوائية، السدة، الموصلية المائية

Abstract

Walnut covers an area of 7600 ha in Morocco, located between 1200 and 1700 m above sea level. Seeds, are the only mean of propagation used by farmers, and this has largely contributed to its diversification. Drought-induced water stress causes cavitation in vessels and tracheids and ultimately, leads to embolism and loss of hydraulic conductivity in xylem. Vulnerability curves (VC) represent the percentage of loss of conductivity (%LHC) versus the minimum water potential experienced by the stems and characterised this effect of embolism on hydraulic conductivity. The vulnerability to embolism has been studied on excised branches of different walnut trees prospected in Morocco for selected drought resistance. Difference in terms of vulnerability to embolism has been found and the identified types could be classified according to how their hydraulic mechanism is conceived to resist embolism events. The result infer that walnut from arid area are less vulnerable than walnut from humid area. Vulnerability curves can be used as a criterion for screening drought resistance in walnut. A relationship exist between embolism vulnerability and climatic conditions; the most vulnerable walnuts being those growing in humid areas.

Key words : Juglans, walnut, drought, cavitation, embolism, hydraulic conductivity,.

Introduction

Les physiologistes ont depuis longtemps établi des relations directes ou indirectes entre la croissance de l'arbre et son alimentation hydrique. Ainsi le grandissement des cellules dans les bourgeons ou le cambium dépend de leur état de turgescence. Une perte de turgescence cellulaire provoquée par un déficit hydrique ralentit ou inhibe la croissance. La photosynthèse est également affectée par une période de sécheresse. La relation entre photosynthèse et disponibilité en eau est plus indirecte. Les stomates se ferment en période de stress hydrique afin de limiter les pertes en eau de la plante alors que l'entrée du CO₂ s'opère par les mêmes stomates. Ainsi, pour les plantes pour lesquelles l'entrée de carbone et le captage de l'énergie solaire sont simultanés (cas du noyer), la fermeture stomatique se fait au détriment de sa croissance.

Il a fallu l'apparition de nouvelles techniques (Sperry et al., 1987) pour que les physiologistes portent leur attention sur les effets potentiels de la sécheresse sur le fonctionnement hydrique du tissu conducteur de la sève brute de l'arbre, le xylème. Ce tissu assure, seul, le transport de l'eau depuis le sol jusqu'aux feuilles. L'état de fonctionnalité de ce tissu conditionne donc directement la bonne alimentation en eau des feuilles et par conséquent l'ensemble des processus physiologiques qui s'y déroulent.

Il a été rapporté que le xylème peut présenter des dysfonctionnements suite à des stress, gel hivernal ou stress hydrique (Sperry et Tyree, 1988). La sécheresse estivale entraîne une diminution de la disponibilité en eau du sol, provoquant la diminution du potentiel hydrique dans les conduits du xylème. Cette diminution du potentiel hydrique provoque pour un certain seuil, variable en fonction des espèces, la rupture des ménisques air-sève au niveau des ponctuations des vaisseaux (cavitation). Des microbulles gazeuses se forment et envahissent tout le vaisseau qui est alors embolisé et impropre à la conduction de la sève. De ce fait, les résistances aux transferts hydriques augmentent, aggravant le risque d'embolisme de l'embolie. Selon la partie de l'arbre touchée par l'embolie, les conséquences peuvent perdurer les saisons de végétation suivantes.

L'évaluation des risques d'embolie pour différents types de noyers est effectuée par l'établissement de courbes reliant directement l'état de tension de la sève à un degré d'embolie, mesuré par la technique de perte de conductivité hydraulique. Ces courbes de vulnérabilité (CV) traduisent les potentialités intrinsèques des conduits du xylème à supporter des tensions de sève de plus en plus élevées. Elles apportent donc des renseignements précieux sur les étendues de potentiels hydriques susceptibles d'être tolérés par une espèce ou différents cultivars et permettent de caractériser leur résistance à la sécheresse. Un des objectifs du présent travail est, grâce à la réalisation de courbes de vulnérabilité, de sélectionner des types de noyers moins vulnérables à l'embolie et donc plus résistants à la sécheresse.

Nous avons également, à partir des coupes transversales, calculé les conductivités hydrauliques maximales des différents rameaux prélevés en vue de prédire les types qui auraient la meilleure efficacité de conductivité de la sève brute s'ils n'avaient jamais été soumis à un stress hydrique.

MATERIEL ET METHODES

Les noyers retenus sont issus de différentes régions du Maroc. Les prospections ont été réalisées au niveau des régions suivantes :

a) Au sud de Marrakech dans la partie nord du haut Atlas :

- Zone d'Amez Miz (région d'Azougour, vallée de Aït Ihla et Tnirt);
- Vallée de l'Ourika et vallée de l'Oukaïmeden;

b) Au sud de Midelt au piedmont nord du grand Atlas

- Village de Berem,

c) A l'ouest de Rich (Village d'Amouger, El borg et Tazarine) au piedmont sud du grand Atlas.

Les populations visitées peuvent être estimées à environ 3000 noyers. Elles sont souvent groupées en îlots au fond de vallées encaissées sans communications entre elles. Elles sont soumises à un mode de conduite traditionnel où l'irrigation est peu fréquente et l'eau est un facteur limitant pour la croissance et la capacité de production. Seuls les noyers les plus proches des oueds et des « saguias » peuvent satisfaire leur besoin en eau. La taille et la fertilisation sont pratiquement absentes. L'absence de traitements phytosanitaires se traduit par l'importance des dégâts provoqués par la bactériose et l'antracnose. Toutefois, certains noyers présentent des caractéristiques intéressantes concernant la production, le nombre de fruits par inflorescence, le calibre et la précocité de débournement.

Cette prospection a permis la sélection de 39 noyers intéressants pour leur productivité et leur relative résistance aux maladies. Des rameaux, prélevés de ces noyers et conservés au froid (4°C), ont servi de support à l'établissement des courbes de vulnérabilité à l'embolie et à la réalisation de coupes microscopiques. Les rameaux ont été prélevés de manière aléatoire sur les arbres sélectionnés. Chaque résultat représente la moyenne des mesures faites sur 5 à 10 rameaux, selon les sites.

I- Réalisation de courbes de vulnérabilité à l'embolie par pressurisation

L'embolie bloque la circulation de la sève dans un certain nombre de vaisseaux et diminue donc la conductivité hydraulique du tissu conducteur. Ainsi, la mesure de la perte de la conductivité hydraulique permet de quantifier son degré d'embolie (Cochard, 1992). C'est Sperry (1987) qui le premier a quantifié hydrauliquement l'effet de l'embolie sur les capacités conductrices du xylème. D'un point de vue physique, il est possible de simuler une diminution du potentiel hydrique dans les vaisseaux en remplaçant la tension induite à l'intérieur des vaisseaux par une pression appliquée de l'extérieur. C'est ce principe qui est utilisé pour emboliser graduellement les vaisseaux d'un rameau en appliquant des paliers de pressions progressifs à l'aide d'une chambre à collier. Les mesures sont réalisées sur des rameaux préalablement défeuillés afin d'éviter une évapotranspiration susceptible d'entraîner une chute

du potentiel du xylème. Le phloème est ensuite éliminé pour faciliter la pénétration de l'air dans le xylème.

Cette technique permet donc de simuler, au laboratoire, les effets d'une sécheresse progressive conduisant à la rupture des ménisques "air-eau" au niveau des pores du xylème et donc à la cavitation puis à l'embolie. Ce phénomène est suivi grâce à l'observation de la diminution de la conductivité des conduits xylémiens par rapport à la conductivité maximale. Cette diminution de conductivité est mesurée en suivant le flux hydrique passant au travers de l'échantillon à l'aide d'une balance. La conductivité est nulle lorsque les vaisseaux sont totalement embolisés (Speery 1987).

Les courbes de vulnérabilité mettent directement en relation l'état de tension de la sève dans les conduits du xylème (mesuré par le potentiel hydrique) à un degré d'embolie. Une fois la courbe de vulnérabilité réalisée, il est possible de lire les pressions pour lesquelles on observe un certain pourcentage de perte de conductivité hydraulique (PCH) : 20%, 50% et 80%. C'est la valeur 50% PCH, qui est généralement utilisée pour caractériser et comparer les variétés entre elles.

II- Détermination de la conductivité maximum théorique Kt

L'estimation des flux de sève, à partir de données anatomiques, à travers les conduits du xylème a été effectuée pour déterminer la conductivité maximum théorique (Kt). Pour cela nous avons réalisé des coupes transversales au microtome sur des rameaux utilisés pour la réalisation des courbes de vulnérabilité. Lewis et Boose (1995) ont proposé différentes formules mathématiques en fonction de la forme de la section transversale des conduits. Dans le cas du noyer, la section transversale a la forme d'une ellipse. La conductivité théorique est calculée pour chaque vaisseau selon la loi de Poiseuille :

$$K_t = \frac{\pi}{64 \mu} * \frac{a^3 b^3}{a^2 + b^2}$$

où μ est la viscosité de l'eau (MPa/s)

par convention nous prenons la valeur de la viscosité de l'eau : $\mu = 1$ et a et b les mesures en m des longueurs des axes court et long de l'ellipse.

Le débit maximum est alors

$$D_{max} = K_t * \Delta P / \Delta x$$

ΔP étant la différence de pression

Δx la longueur du rameau

avec $\Delta P / \Delta x$: gradient de pression le long du rameau.

Tableau 1 : Potentiels hydriques xylémiens en MPa correspondants à des pertes de conductivité de 20, 50 et 80% selon les types de noyers.

Site de prospection	PCH 20%	PCH 50%	PCH 80%
Ourika Oukaïmeden	-0.26	-0.65	-1.05
Taza	-0.59	-0.89	-1.23
Midelt	-0.44	-0.98	-1.46
Amezmiz	-0.62	-0.94	-1.46
Kétama	-0.62	-1.06	-1.66
Rich	-0.55	-1.05	-1.94

Les valeurs de potentiels correspondant à ces PCH sont relativement faibles comparativement à ceux obtenus par Tyree et al. (1993) sur conifères. Pour ces auteurs, les seuils de 20, 50 et 80% d'embolie, sont atteints respectivement pour un potentiel hydrique de -2.0, -2.2 et -2.4 MPa. Cochard (1992) a noté que la 50 PCH se situe chez le cèdre de l'Atlas à environ -5 MPa, qu'elle est de -3 MPa pour le pin sylvestre et que le sapin occupe une place intermédiaire. Lemoine et al. (2002) obtiennent sur *Fagus sylvatica* des valeurs allant de -2.5 à -3.1 MPa correspondant à 50% d'embolie. On constate également que pour nos résultats, la PCH est plus forte pour des potentiels hydriques peu négatifs par comparaison avec les résultats obtenus sur *Juglans regia* cv LARA (Améglio, communication personnelle).

La surestimation de l'embolie dans nos expériences s'expliquerait par une obturation des vaisseaux due à la présence de tyllés. Cochard et al. (1992) ont montré que les chênes occluent leurs vaisseaux cavités par des tyllés. En outre, les rameaux utilisés ont été prélevés sur des arbres âgés et Sperry et al. (1992) ont montré que, chez le peuplier, les vaisseaux devenaient de plus en plus vulnérables avec le temps, ce qui pourrait concourir à la perte de fonctionnalité progressive du xylème et donc à la formation du bois de coeur. Par ailleurs, Cochard et Granier (communication personnelle) ont remarqué qu'aucune restauration de l'embolie n'a été observée chez les chênes sessiles, après réhydratation des arbres, ce qui pourrait expliquer l'augmentation de la vulnérabilité avec l'âge des arbres.

Les résultats de la comparaison de la réponse des différents types de noyers à l'embolie et la pluviométrie des lieux de prospection sont présentés dans le tableau 2.

Tableau 2 : Données pluviométriques des lieux de prospection et classement des différents types de noyers par ordre de vulnérabilité à l'embolie décroissante.

Provenance	Pluviométrie en mm/an	Vulnérabilité décroissante
Ourika Oukaïmeden	Humide pluvieux >800	1
Taza	>800	2
Midelt	<200	3
Amezmiz	<200	4
Kétama	>400	5
Rich	Climat aride (pré-saharien)	6

On remarque que l'on peut faire un lien entre la vulnérabilité à l'embolie et la pluviométrie correspondant aux différentes provenances : les noyers les plus vulnérables sont ceux bénéficiant des climats les plus humides avec des précipitations et une altitude importante et le type le moins vulnérable est celui qui est soumis à un climat aride (pré-saharien) avec une très forte évapotranspiration. Ce résultat, si il est confirmé par des études ultérieures, peut être l'expression phénotypique de résistance à l'embolie, comme elle peut être due à une adaptation de l'arbre aux conditions du milieu. En effet, Cochard et al. (1992) sur *Fagus sylvatica* rapportent que les branches d'ombre sont bien plus vulnérables que les branches de lumière, ce qui montre une expression différente des gènes selon les conditions du milieu. Tyree et Cochard (1996) soulignent que le xylème du chêne vert est bien plus résistant à l'embolie que celui des espèces tempérées, ce qui semble plutôt indiquer l'expression d'un génome différent.

En parallèle avec les courbes de vulnérabilité, l'observation des coupes transversales des vaisseaux nous a permis d'appréhender l'importance de la conductivité des différents vaisseaux. La première observation a été de dénombrer les vaisseaux par unité de surface (Tableau 3).

Tableau 3 : Nombre de vaisseaux au m² des noyers de différents sites de prospection.

Lieu de prospection	Nombres de vaisseaux au m ²
Ourika-Oukaïmeden	1.88 10 ⁷
Amezmiz	2.22 10 ⁷
Taza	3.01 10 ⁷
Midelt	3.15 10 ⁷
Rich	4.64 10 ⁷
Kétama	5.00 10 ⁷

Le classement obtenu était assez différent des conductivités hydrauliques maximums spécifiques mesurées expérimentalement juste après la resaturation, et servant à calculer les pertes en pourcentage de conductivité hydraulique. Ceci s'explique par le fait que la taille des vaisseaux

varie, et donc le simple dénombrement n'est pas un critère suffisant pour évaluer l'efficacité de la conductivité hydraulique des vaisseaux du xylème. En effet, d'après la loi de Poiseuille, un doublement du diamètre des vaisseaux se traduit par une conductivité seize fois plus grande (la conductivité est proportionnelle au cube des dimensions des vaisseaux). C'est pourquoi les conductivités hydrauliques spécifiques K_t ont été calculées à partir des photos des coupes anatomiques. Les valeurs obtenues se sont révélées très proches des conductivités hydrauliques maximums mesurées après resaturation. Ces valeurs de conductivités maximales ont été converties en résistance à l'écoulement de la sève. A partir de ces données pour chacun des types de noyer, Une classification selon leur conductivité théorique croissante a été établie (tableau 4).

Tableau 4 : Classement des différents types de noyer par ordre de conductivité théorique croissante.

Lieu de prospection	Classement	Longueur du rameau en m	K_h max spécifique en mmol/s/MPa/m^2	Estimation de la résistance dans les vaisseaux xylémiens
Midelt	1	$2.80 \cdot 10^{-1}$	$8.59 \cdot 10^{-4}$	$3.26 \cdot 10^2$
Kétama	2	$2.85 \cdot 10^{-1}$	$9.75 \cdot 10^{-4}$	$2.92 \cdot 10^2$
Rich	3	$2.85 \cdot 10^{-1}$	$1.09 \cdot 10^{-3}$	$2.61 \cdot 10^2$
Amezmiz	4	$2.65 \cdot 10^{-1}$	$1.20 \cdot 10^{-3}$	$2.21 \cdot 10^2$
Taza	5	$2.65 \cdot 10^{-1}$	$1.58 \cdot 10^{-3}$	$1.68 \cdot 10^2$
Ourika-Oukaïmeden	6	$2.85 \cdot 10^{-1}$	$2.10 \cdot 10^{-3}$	$1.36 \cdot 10^2$

On constate que les deux types de noyers les plus vulnérables à l'embolie (Taza et Ourika-Oukaïmeden) sont les noyers qui présentent la meilleure conductivité hydraulique. Ces noyers paraissent adopter une stratégie d'évitement, c'est à dire qu'ils conduisent l'eau de manière efficace en absence de sécheresse. En conséquence Lors d'un stress hydrique, les structures jeunes sont les premières à être embolisées, ce qui permet de limiter l'évapotranspiration afin de préserver les parties pérennes de la plante. Cette segmentation hydraulique du tissu conducteur a été signalée la première fois par Zimmermann (1983), puis confirmée par Tyree et al. (1993) sur noyer.

CONCLUSION

Nos résultats expérimentaux nous ont montré l'existence d'une corrélation nette entre la vulnérabilité à l'embolie et les conditions climatiques correspondant aux diverses provenances : le noyer le plus vulnérable est celui bénéficiant des climats les plus humides, alors que le noyer le moins vulnérable a été prélevé à Rich, sous un climat aride. Cette corrélation permet une validation a posteriori de la technique employée et laisse espérer qu'une telle technique pourra à

l'avenir être utilisée pour discriminer les variétés les moins vulnérables à l'embolie et donc les plus tolérantes à la sécheresse.

Nous disposerions donc d'un indicateur pouvant être utilisé en amélioration des plantes pour sélectionner des variétés tolérantes à la sécheresse ; en particulier dans le cas des plantes pérennes. Il est important de disposer de variétés pour lesquelles une année sèche ne remette pas en cause la pérennité de la plante. Le dispositif le plus adapté sera alors de cultiver les différentes variétés dans des conditions standard, puis de déterminer alors la sensibilité de chacune à l'embolie afin d'avoir un critère permettant de choisir les variétés les plus adaptées à la culture sous un climat particulier. Des croisements seront ensuite réalisés pour améliorer encore cette adéquation.

Références bibliographiques

- Cochard H., (1992). Vulnerability of several conifers to air embolism. *Tree physiology*. 11 : 73-83.
- Cochard H., Cruiziat P., Tyree M.T. (1992). Use of positive pressure to establish vulnerability curves : Further support for the air seeding hypothesis and possible problems for pressure-volume analysis. *Plant Physiol* 100 : 205-209.
- Cochard H., Breda N., Granier A., Aussenac G. (1992). Vulnerability to air embolism of tree European oak species (*Quercus pubescens*, *Quercus robur* L.) *Anna. Sci. for.*, 49 : 225-233.
- Cochard H., Lemoine D. Dreyer E. (1999). The effects of acclimation to sunlight on the xylem vulnerability to embolism in *Fagus sylvatica* L. *Plant Cell and environment* 22: 101-105.
- Cruiziat P., Cochard H., Améglio T. (2003). L'embolie des arbres. *Pour la science*. 305 : 50-56.
- Crombie, D.S, Hipkins M.F. and J..A. Milburn.(1985). Maximum sustainable xylem sap tension in *Rhododendron* and other species. *Planta* 163 : 27 - 33.
- Lemoine D., Cochard H., Granier A. (2002). Within crown variation in hydraulic architecture in beech (*Fagus sylvatica* L) : evidence for a stomatal control of xylem embolism. *Ann. For. Sci.* 59 : 19-27.
- Lewis A.M., Boose E.R. (1995). Estimating volume flow rates through xylem conduits. *American journal of botany*, Vol. 48, No. 315, pp. 1753-1765.
- Sperry J.S, Donnelly J.R, Tyree M.T (1987a). A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant Cell. Environ.* 11 : 35-40.
- Sperry J.S, N.M. Holbrook, M.H. Zimmermann and M.T. Tyree. (1987b). Spring filling of xylem vessels in wild grapevine. *Plant physiol.* 83 : 414 - 417.
- Sperry J.S, Donnelly J.R, Tyree M.T (1988a). Seasonal occurrence of xylem embolism in sugar maple (*Acer saccharum*). *American Journal of Botany*. 75 : 1212-1218.
- Sperry J.S, Perry A.H, Sullivan J.E.M (1991). Pit membrane degradation and air-embolism formation in ageing xylem vessels of *Populus tremuloides* Michx. *Journal of Experimental Botany* 42 : 1399-1406.
- Sperry J.S, Tyree M.T (1988). Mechanism of water stress-induced xylem embolism. *Plant Physiol.* 88 : 581-587.
- Tyree M.T, Cochard H, Cruiziat P, Sinclair B, Améglio T, (1993). Drought induced leaf shedding in walnut vulnerability segmentation. *Plant. Cell. Environ.* 16 : 879-882.
- Tyree et Cochard (1996). Winter and summer embolism in Oaks : impact on water relations. *Ann. Sci. For.* 53, 173-180.
- Zimmermann M.H., (1983). *Xylem structure and ascent of sap*. Springer-Verlag, Berlin.